

УДК 576.895.421

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ГРУППЫ
DERMACENTOR MARGINATUS (ACARI: IXODIDAE)
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ МИКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА**

© Н. А. Филиппова, М. А. Плаксина

Впервые изучена индивидуальная и географическая изменчивость рисунка конскутума самца 5 близких видов группы *Dermacentor marginatus*: *D. marginatus*, *D. ushakovae*, *D. niveus*, *D. silvarum*, *D. nuttalli*. Внутри каждого видового ареала рисунок изучен у 3–6 географических совокупностей. Установлено, что рисунок центрального поля конскутума в высшей степени подвержен индивидуальной изменчивости и не дает надежных внутривидовых дифференциальных показателей, но в некоторых случаях проявляет межвидовые отличия. Показано также, что рисунок краевого валика (именно длины пятен соответственно *пркв* и *зкв*) дает статистически достоверные различия между изученными географическими совокупностями внутри каждого из первых 4 перечисленных видов. Обсуждается значение рисунка как одного из показателей микроэволюции на внутри- и межвидовом уровнях. Сопоставление у соответствующих совокупностей данных по географической изменчивости рисунка с данными по географической изменчивости морфологических признаков всех активных фаз онтогенеза почти не выявило общих тенденций. Обсуждается значение этих фактов для понимания особенностей микроэволюции в таксономической группе *Dermacentor marginatus*. Высказывается предположение, что прослеженный тип полиморфизма закономерен, отражает адаптивный потенциал каждого вида в многообразных природных условиях рецентных ареалов и их геохронологических преобразованиях и способствует сохранению стабильности видов. Постулируется вопрос об аллопатрическом пути становления очень близких видов *D. marginatus*—*D. silvarum* и симпатрическом тоже очень близких *D. ushakovae*—*D. niveus*.

Результаты изучения внутривидовой фенотипической изменчивости полиморфных близкородственных видов иксодовых клещей представляют интерес как фундаментального, так и прикладного планов. Они позволили судить о размахе микроэволюционного процесса и его неоднородном морфологическом проявлении в зависимости от рецентных и геохронологических особенностей обитания конкретных географических совокупностей внутри видовых ареалов. Все изученные нами в таком направлении ранее и в данной статье полиморфные виды — переносчики возбудителей многих опасных болезней человека. От степени родства видов-переносчиков зависят возможность обмена между ними таксонами возбудителей и другие процессы циркуляции возбудителей в паразитарных системах природных очагов болезней. Нельзя исключить предположение, что с особенностями микроэволюции на внутривидовом уровне связана неоднозначность функцио-

нирования природных очагов на протяжении ареала вида-переносчика. В таксономическом аспекте близкое родство полиморфных видов обуславливает малое количество надежных межвидовых признаков. Синтез данных о конкретных проявлениях фенотипической изменчивости на конкретных территориях видового ареала позволяет выявить или уточнить как альтернативные дифференциальные признаки близких видов, «работающие» по всему ареалу, так и статистически достоверные дополнительные меристические признаки, «работающие» по всему ареалу или на конкретных его территориях. Ранее была изучена географическая изменчивость все активных фаз онтогенеза в объеме видовых ареалов для нескольких групп близкородственных палеарктических видов-переносчиков из родов *Ixodes* Latr., 1795, *Haemaphysalis* Koch, 1844, *Hyalomma* Koch, 1844, *Rhipicephalus* Koch, 1844, частично *Dermacentor* Koch, 1844 (Филиппова, 1977, 1997, 2000, 2004; Филиппова и др., 1993, 1995; Филиппова, Мусатов, 1996, Филиппова, Панова, 1997, 1998а, 1998б). На той же основе изучена географическая изменчивость неарктического вида *Ixodes scapularis* Say, 1821 (Oliver et al., 1993; Hutchen-son et al., 1995; Hutchen-son, Oliver, 1996).

Настоящее сообщение посвящено географической изменчивости 5 близких видов группы *Dermacentor marginatus* (подрод *Serdjukovia* Dias, 1963, род *Dermacentor* Koch, 1844): *D. marginatus* (Sulzer, 1776), *D. ushakovae* Fil. et Pan., 1987, *D. niveus* Neum., 1897, *D. silvarum* Ol., 1931, *D. nuttalli* Ol., 1929. На территории России эти виды переносят возбудителей лихорадки Ку, клещевого сыпного тифа Северной Азии (Балашов, Дайтер, 1973), туляремии (Олсуфьев, Петров, 1967), бруцеллеза (Ременцова, Хрущева, 1967), а также зарегистрированы как спонтанные носители вирусов клещевого энцефалита и геморрагической лихорадки Крым—Конго (Жмаева, Пчелкина, 1967; Львов и др., 1989).

Фенотипическая особенность видов рода *Dermacentor* состоит в том, что среди палеарктических иксодид только они имеют на твердых дорсальных покровах самки и самца сложный рисунок, сформированный пятнами темно-коричневого фона и светлыми полями сложной конфигурации и разной плотности окраски. Географическая изменчивость рисунка *D. marginatus* в 6 точках ареала и ее соотношение с морфологической изменчивостью, изученной у обоих полов и обеих неполовозрелых фаз на одних и тех же, что и рисунок, географических совокупностях, были представлены ранее (Филиппова, 2004).

В настоящей статье впервые в деталях представлены результаты изучения изменчивости рисунка дорсальных покровов самца в 3—6 точках каждого из 5 ареалов видов группы *D. marginatus*. Полученные данные сопоставлены с фенотипической изменчивостью каждого пола и каждой неполовозрелой фазы, изученной, насколько позволил материал, на тех же географических совокупностях особей, что и рисунок. На основе интеграции данных по изменчивости рисунка в ареале также выявлены его видо-специфические особенности.

Таким образом, цель статьи следует сформулировать как накопление материала для оценки фенотипического аспекта микроэволюции в группе *D. marginatus* на внутри- и межвидовом уровнях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для изучения изменчивости рисунка дорсальных покровов половозрелой фазы послужили 794 самца 5 перечисленных выше видов и 164 самки *D. marginatus* из коллекции Зоологического института РАН

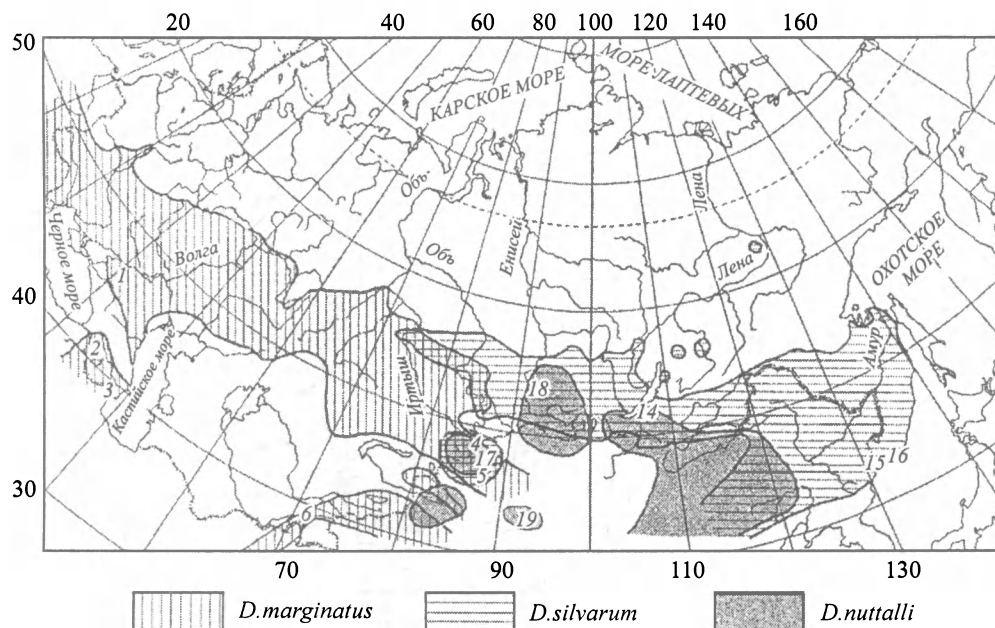


Рис. 1. Карта-схема ареалов *Dermacentor marginatus* (восточная часть), *D. silvarum* и *D. nuttalli* и размещение в них исследованных географических совокупностей.

Цифровые обозначения — см. текст: Материал и методика.

Fig. 1. Schematic map of distribution ranges of *Dermacentor marginatus* (eastern part), *D. silvarum*, *D. nuttalli* and disposition of geographical samples.

(Санкт-Петербург), выборки которых с каждой из территорий в пределах соответствующих видов ареалов (рис. 1, 2) рассматриваются нами как составные части географических совокупностей. Для анализа морфологических признаков (размеров, пропорций, количества и др.) использованы самцы, самки, нимфы и личинки из тех же географических совокупностей каждого вида, для которых изучен рисунок, в количестве, указанном либо в таблицах данной статьи (табл. 1—13), либо в цитируемых таблицах более ранних наших публикаций.

Ниже под порядковыми номерами, соответствующими таковым на рис. 1, 2, приведены паспортные данные географических совокупностей и количество особей, у которых изучен рисунок.

D. marginatus: 1 — предгорья северного макросклона Большого Кавказа, Ставропольское плато, 500 м над ур. м., на флаг и со скота, 36 ♂♂, 36 ♀♀; 2 — Малый Кавказ, окрестности оз. Севан, 2000 м над ур. м., лабораторная культура от самки со скота, 28 ♂♂, 25 ♀♀; 3 — Талышские горы, северо-восточный (СВ) склон, 700 м над ур. м., от докормленных в лаборатории личинок с *Apodemus sylvaticus*, 36 ♂♂, 31 ♀♀; 4 — Казахстан, долина р. Черный Иртыш, 500 м над ур. м., со скота, 36 ♂♂, 31 ♀♀; 5 — Казахстан, хр. Саур, северо-западный склон, 700 м над ур. м., на флаг, 19 ♂♂, 20 ♀♀; 6 — Западный Памир, хр. Петра Первого, южный (Ю) склон, долина р. Обихингоу, 200 м над ур. м., от нимф с *A. sylvaticus*, 48 ♂♂, 21 ♀♀.

D. ushakovae: 7 — Казахстан, долина р. Чилик., 600 м над ур. м., лабораторная культура от самки со скота, 37 ♂♂; 8 — Киргизия, северо-восток Иссык-Кульской котловины, 1600 м над ур. м., со скота, 52 ♂♂; 9 — Турк-

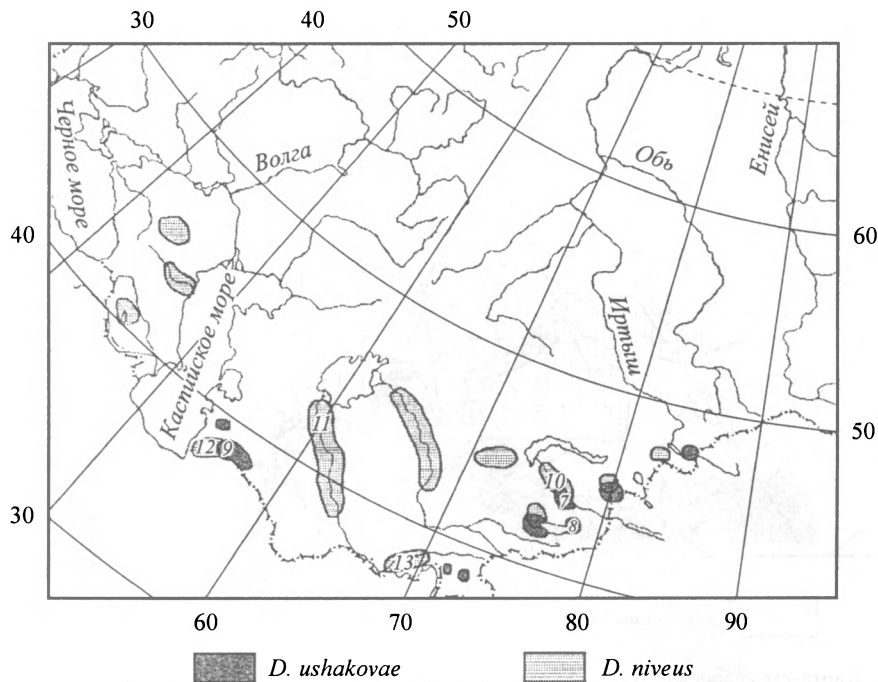


Рис. 2. Карта-схема ареалов *Dermacentor ushakovae* и *D. niveus* и размещение в них исследованных географических совокупностей.

Цифровые обозначения — см. текст: Материал и методика. Масштаб дизъюнктивных пятен ареалов по причине их малых размеров условный.

Fig. 2. Schematic map of distribution ranges of *Dermacentor ushakovae*, *D. niveus* and disposition of geographical samples.

мения, Западный Копетдаг, долина р. Сумбар, 600 м над ур. м., на флаг, 57 ♂♂.

D. niveus: 10 — Казахстан, пойма на границе нижнего и среднего течения р. Или, 400 м над ур. м., со скота, 52 ♂♂; 11 — Узбекистан, Кара-Калпакия, пойма нижнего течения р. Амударья, 200 м над ур. м., на флаг, 37 ♂♂; 12 — Туркмения, Западный Копетдаг, поймы рек бассейна Сумбара, 200—300 м над ур. м., на флаг, 25 ♂♂; 13 — Таджикистан, пойма нижнего течения р. Пяндж, 50 м над ур. м., с диких копытных, 32 ♂♂.

D. silvarum: 14 — Южное (Ю) Забайкалье, 500 м над ур. м., со скота, 52 ♂♂; 15 — Приморский край, о-в Рейнеке, на флаг, 34 ♂♂; 16 — Приморский край, о-в Русский, на флаг, 35 ♂♂.

D. nuttalli: 17 — Долина р. Черный Иртыш, 500 м над ур. м., со скота, 51 ♂♂; 18 — Минусинская котловина, 500 м над ур. м., со скота, 51 ♂♂; 19 — Монголия, Южная (Ю) Гоби, на флаг и со скота, 65 ♂♂.

Выбор географических точек определялся сочетанием возможности охвата ареала наличием совокупностей особей, достаточных для статистической обработки данных не только по рисунку, но и по географической изменчивости комплекса морфологических признаков у каждого пола и каждой неполовозрелой фазы. В качестве модельного выбран вид *D. marginatus* — как наиболее широко распространенный и массовый в России и на сопредельных территориях, наиболее пластичный в своих биотопических и хозяйственных связях на протяжении ареала. Среди всех названных выше пред-

Таблица 1

Наличие некоторых темных пятен основного фона конскутума самца (% особей) в географических совокупностях 4 видов* группы *Dermacentor marginatus*; длины: пятен краевого валика *пкв*, *зкв* (мкм) и конскутума (мм)

Table 1. Presence of some dark patches of male conscutum (% of specimens) in geographical samples of species in *Dermacentor marginatus* complex; lengths of *пкв*, *зкв* patches of marginal flank (μm), and conscutum (mm)

Виды и совокупности		<i>D. ushakovae</i>			<i>D. niveus</i>			
		Долина р. Чилик	Иссык-Куль- ская котловина	Долина р. Сумбар	Долина р. Или	Долина р. Амударья	Долина р. Сумбар	Долина р. Пяндж
Признаки								
n		37	52	57	52	37	25	32
Наличие пятен	<i>пкв</i>	5	0	20	13	45	12	50
	<i>пср</i>	54	19	41	14	41	4	44
	<i>прср</i>	41	58	13	19	24	24	16
Длина**	<i>пкв</i>	73	101	107	103	73	50	64
		130—572	182—520	156—546	156—468	182—468	260—520	182—546
		376	354	379	337	354	406	368
		88	69	84	69	65	59	73
		10.4	6.9	8.1	6.8	7.6	8.3	9.1
	<i>зкв</i>	74	103	113	104	74	50	64
		312—754	208—650	130—728	182—624	286—650	416—728	260—650
		535	500	485	466	472	541	462
		84	81	128	68	78	76	81
		9.8	7.9	12.1	6.7	9.1	10.8	10.2
	конскутума	37	52	57	52	37	25	32
		3.25—4.63	3.25—4.94	4.16—5.33	3.07—4.68	2.99—4.55	3.95—5.22	2.99—5.07
		4.04	4.06	4.82	3.92	3.73	4.41	3.84
		0.373	0.441	0.275	0.385	0.389	0.364	0.514
		0.061	0.061	0.036	0.053	0.064	0.072	0.091

Таблица 1 (продолжение)

Виды и совокупности		<i>D. silvarum</i>			<i>D. nuttalli</i>		
		Ю. Забайкалье	о-в Рейнеке	о-в Русский	Долина р. Черный Иртыш	Минусинская котловина	Ю. Гоби
n		52	34	35	51	51	65
Наличие пятен	нкв	0	0	0	0	0	0
	нср	100	100	100	100	100	100
	прср	65	76	57	67	57	48
Длина**	пркв	86	48	55	97	104	122
		156—520	130—416	182—442	156—702	130—598	182—910
		314	256	320	417	418	432
		72	72	67	86	75	103
		7.7	10.4	9.0	8.7	7.3	9.4
		103	68	70	101	104	129
		234—650	156—598	156—650	182—754	260—676	104—702
	зкв	466	401	467	515	494	499
		77	98	109	166	75	112
		7.6	11.9	13.0	10.6	7.4	9.9
		52	34	35	51	52	65
	конскутума	3.14—4.57	2.86—3.82	3.12—5.07	3.32—5.64	3.12—4.86	2.86—5.33
		3.80	3.41	4.01	4.45	4.07	4.64
		0.369	0.270	0.446	0.593	0.379	0.430
		0.051	0.046	0.075	0.083	0.052	0.053

Примечание. * — для *D. marginatus* аналогичные показатели см. в: Филиппова, 2004, табл. I; ** — в вертикальных колонках: n (для пятен с учетом асимметрии), пределы вариации, среднее значение, среднее квадратичное отклонение, ошибка среднего.

Таблица 2

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 4 географических совокупностей *Dermacentor marginatus*.
 Самцы (над диагональю): длины — пятен краевого валика *пкв*, *пркв*, *зкв* и конскутума; соотношения — длины и ширины перитремы, ширины и длины (с корнуа) основания гнатосомы, длин основания гнатосомы сверху и корнуа, длин II и III члеников пальп, длины и ширины кокс IV.
 Самки (под диагональю): количество щетинок аллоскутума между срединной и цервикальной бороздами, соотношения — длин срединных щетинок аллоскутума и скутума, длины и ширины перитремы, длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа, длины и ширины лапки I, длины вершинного конуса и ширины лапки I. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 2. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor marginatus* four geographical samples.
 Males (above diagonal): lengths — of the *пкв*, *пркв*, *зкв* patches of marginal flank, and of the conscutum; ratios — of length to width of peritreme, of width to length of gnatosomal base (with cornua), of lengths of II to III segments of palpaе, of length to width of coxa IV. Females (below diagonal): the numbers of alloscutal setae situated between medial and cervical furrows, ratios — of lengths of medial alloscutal setae to medial scutal setae, of length to width of tarsus I. Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Ставропольское плато	СВ склон Талышских гор										Долина р. Черный Иртыш										Ю склон хр. Петра Первого									
Ставропольское плато		12.7	15.4	13	13	4	6.4	нд	4	7.5	10.8	10.8	7.8	2.3	3.6	нд	4.5	нд	13.3	11.9	нд	3.6	2.7	нд	7.6	5.5					
		150	167	169	84	48	48		48	48	145	170	85	48	48		48		188	190		48	48		48	48					
СВ склон Талышских гор	2.4 нд нд 3.7 нд 3.5 48 48 48										−3.6	2.1	7	нд	нд	нд	нд	5.2	−нд	нд	7.1	нд	нд	нд	2.8	нд					
											120	143	71					48			82				48						
Долина р. Черный Иртыш	нд нд 3 нд 2 2.7 48 48 47	4.3	нд	3.6	3.7	2.7	нд												−нд	2.1	нд	нд	нд	нд	2.5	3.5					
		48		48	48	48														164					48	48					
Ю склон хр. Петра Первого	3.8 2.4 нд 2.3 нд 3.6 47 48 53 53	7.9	нд	2.2	нд	2.3	нд				5.3	нд	нд	2	нд	нд															
		47		53		53					48			53																	

Примечание. Критерий Стьюдента для длин пятен *пкв*, *пркв*, *зкв* и конскутума рассчитан по соответствующим параметрам в: Филиппова, 2004, табл. 1; для остальных признаков по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 20–25.

Таблица 3

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 4 географических совокупностей *Dermacentor marginatus*.

Нимфы (над диагональю): длины — скутума, перитремы, гнатосомы снизу, ширина гнатосомы;

соотношения — длины срединных щетинок скутума и ширины базального членика хелицер, ширины гипостома и пальп.

Личинки (под диагональю): длины — щетинок *cp1*, *cm1*, гнатосомы снизу;

соотношения: длины щетинки *cp1* и ширины базального членика хелицер, длин *cp1* и *cp2*, длин вооруженной части гипостома и шейки.

Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 2. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor marginatus* four geographical samples.

Nymphs (above diagonal): lengths — of scutum, of peritreme, of gnathosoma from below, width of gnathosoma;

ratios — of medial scutal setae length to width of basal segment of chelicerae, of hypostomal to palpal widths.

Larvae (below diagonal): lengths — of setae *cp1*, *cm1*, of gnathosoma from below;

ratios — of length of setae *cp1* to width of basal segment of chelicerae, of lengths of setae *cp1* to *cp2*, of lengths of armed part of hypostome to its neck.

Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Ставропольское плато	СВ склон Талышских гор						Долина р. Черный Иртыш						Ю склон хр. Петра Первого					
Ставропольское плато		2.6 50	6.4 49	9.8 48	6.8 47	7 50	нд	3.2 53	5 49	нд	6.4 51	5.7 42	5.7 54	9.9 48	12.7 48	5.8 45	не перекрывает.	6.4 50	7.8 53
СВ склон Талышских гор	3.6 45	2.1 46	2.1 46	4.2 50	7.3 33	нд		4.7 51	нд	13.9 49	15 50	нд	7.1 48	8.9 46	6.4 48	не перекрывает.	не перекрывает.	13.4 46	9.2 49
Долина р. Черный Иртыш	нд	2.1 73	2.8 87	7 50	3.5 39	7.1 48	3.6 71	нд	5 87	2.8 50	2.8 38	5.3 48		5.2 49	7.8 48	7.4 46	11 49	12 38	2.1 57
Ю склон хр. Петра Первого	4.3 34	4.2 36	4 50	2.8 56	6.3 44	4.3 48	нд	2.1 34	5.3 50	нд	2.5 43	2.5 48	4.3 60	2.1 61	2.2 91	нд	нд	2.8 48	

Примечание. Критерий Стьюдента рассчитан по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 22—25.

Таблица 4

Количество статистически достоверных различий по критерию Стьюдента при попарном сравнении 4 географических совокупностей *Dermacentor marginatus*.

Над диагональю: длины 3 пар пятен краевого валика самцов (из числа 3 признаков в соответствии с табл. 2). Под диагональю: морфологические признаки самцов, самок, нимф и личинок (из числа 6 признаков для каждого пола и каждой фазы в соответствии с табл. 2 и 3) и их сумма

Table 4. Numbers of statistically confident differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor marginatus* four geographical samples. Above diagonal: lengths of the three pairs of marginal flank patches of males (of 3 characters in Table 2). Below diagonal: morphological characters (of 6 characters of males, females, numphs, larvae in Tables 2 and 3), and their sum

	Ставропольское плато	СВ склон Талышских гор	Долина р. Черный Иртыш	Ю склон хр. Петра Первого
Ставропольское плато		3	2	2
СВ склон Талышских гор	5, 3, 5, 5 = 18		2	0
Долина р. Черный Иртыш	4, 3, 5, 5 = 17	2, 4, 4, 5 = 15		1
Ю склон хр. Петра Первого	4, 4, 6, 6 = 20	2, 3, 6, 4 = 15	2, 2, 6, 3 = 13	

ставителей обсуждаемой таксономической группы вид *D. marginatus* — морфологически наиболее изменчивый в ареале. На этом виде отработаны подходы к анализу фенотипической изменчивости ареала по всем изученным показателям (Филиппова, 2004), которые с дополнениями использованы и в данной статье. У *D. marginatus* изучены все элементы рисунка обоих полов. Подобным изучением географической изменчивости рисунка 164 самок *D. marginatus* установлено, что для поставленной цели этот пол имеет ограниченное применение в силу значительно меньшей площади скутума по сравнению с конскутумом самца и ограниченного количества элементов рисунка на скутуме при высокой степени их индивидуальной изменчивости. Топография и номенклатура пятен (рис. 3), способ их измерения, особенности учета асимметрии, ранжирование плотности светлого пигмента и ее условное графическое изображение приняты в данной статье согласно работам, сделанным нами ранее (Филиппова, 1997, 2004).

Для сопоставления тенденций изменчивости рисунка и морфологических признаков в ареале каждого вида были использованы с некоторыми дополнениями данные о географической изменчивости морфологических признаков в соответствующих совокупностях самки, самца, нимфы, личинки, полученные ранее (Филиппова, 1997: *D. marginatus* — табл. 20–25, *D. ushakovae* — табл. 26–31, *D. niveus* — табл. 26, 27, 32–35, *D. silvarum* и *D. nuttalli* — табл. 36–41). Для характеристики степени различий суммарных (по всем фазам) географических совокупностей как по рисунку, так и морфологическим признакам в онтогенезе, из числа признаков, приведенных в цитированных таблицах, отобраны для каждого пола и каждой неполовозрелой фазы по 6 таковых (размеры, пропорции, количество структур), характеризующихся наименьшим коэффициентом вариации и наибольшим значением критерия Стьюдента при сравнении совокупностей.

Необходимо отметить 2 объективные причины, препятствующие строгому использованию одних и тех же признаков для обоих полов и неполовозрелых фаз при изучении географической изменчивости видов иксодовых клещей, и в частности видов рода *Dermacentor*. 1) Особенности морфологических преобразований активных фаз онтогенеза таковы, что старшие фазы

Таблица 5

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor ushakovae*.

Самцы (над диагональю): длины — пятен краевого валика *пркв*, *зкв* и конскутума; соотношения — длины и ширины перитремы, ширины и длины основания гнатосомы с корнуа, длин основания гнатосомы и корнуа, длин II и III члеников пальп, длины и ширины коксы IV.

Самки (под диагональю): соотношения — длины и ширины перитремы, длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа, длин глаза и порового поля, длины и ширины лапки I, длины вершинного конуса и ширины лапки I; количество щетинок аллоскутума между срединной и цервикальными бороздами. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 5. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor ushakovae* three geographical samples. Males (above diagonal): lengths — of the *пркв*, *зкв* patches of marginal flank, and of conscutum (accordingly Table I); ratios — of length to width of peritreme, of width to length of gnathosomal base (with cornua), of lengths of gnathosomal base (with cornua) to cornua, lengths of II to III palpal segments, of length to width of coxa IV. Females (below diagonal): ratios — of length to width of peritreme, of lengths of gnathosomal base (with cornua) to cornua, of lengths of eye to porose area, of length to width of tarsus I, of length of apical cone to width of tarsus I. Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Долина р. Чилик						Иссык-Кульская котловина								Долина р. Сумбар							
Долина р. Чилик							нд	<u>3.0</u>	нд	<u>9.3</u>	нд	нд	нд	нд	нд	<u>2.8</u>	<u>11.5</u>	<u>10.0</u>	<u>11.4</u>	<u>5.3</u>	нд	<u>4.4</u>
								113		48						175	92	48	48	48		48
Иссык-Кульская котловина	<u>4.3</u>	нд	нд	<u>6.4</u>	<u>2.8</u>	<u>3.6</u>									<u>2.3</u>	нд	<u>8.6</u>	<u>4.1</u>	<u>12.1</u>	<u>5.4</u>	нд	<u>2.4</u>
	48			48	48	48									206		107	48	48	48		48
Долина р. Сумбар	нд	<u>8.0</u>	<u>7.9</u>	<u>3.6</u>	<u>2.9</u>	нд	<u>3.6</u>	<u>3.1</u>	нд	<u>10</u>	<u>5.7</u>	<u>5.1</u>										
		48	48	48	48		48	48		48	48	48										

Примечание. Критерий Стьюдента для длин пятен *пркв*, *зкв* и конскутума рассчитан по соответствующим параметрам в табл. 1, для остальных признаков — по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 26, 27.

Таблица 6

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor ushakovae*.
 Нимфы (над диагональю): длины — скутума, перитремы, гнатосомы снизу; ширина гнатосомы, количество краевых пор перитремы;
 соотношение длин II и III члеников пальп.

Личинки (под диагональю): длина гнатосомы снизу, ширина гнатосомы;
 соотношения — длины щетинок *cp1* и ширины базального членика основания хелицер, длин щетинок *cp1* и *cp2*, длины
 и ширины гнатосомы снизу, длин вооруженной части и шейки гипостомы. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 6. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor ushakovae* three geographical samples.
 Nymphs (above diagonal): lengths — of scutum, of peritreme, of gnathosoma from below, width of gnathosoma; number of marginal pores of peritreme;
 ratios of lengths of II to III palpal segments.

Larvae (below diagonal): length of gnathosoma from below, width of gnathosoma;
 ratios — of length setae *cp1* to width of basal segment of gnathosomal base, of lengths of setae *cp1* to *cp2*, of length to width of gnathosoma from below,
 of lengths of armed part of hypostome to its neck. Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Долина р. Чилик						Иссык-Кульская котловина						Долина р. Сумбар					
Долина р. Чилик							нд	$\frac{2.1}{53}$	нд	нд	$\frac{3.1}{29}$	нд	$\frac{3.0}{49}$	$\frac{3.1}{51}$	$\frac{4.5}{47}$	$\frac{3.2}{48}$	$\frac{3.3}{31}$	$\frac{11.4}{43}$
Иссык-Кульская котловина	$\frac{7.1}{55}$	$\frac{7.1}{54}$	$\frac{11.4}{41}$	$\frac{3.6}{27}$	нд	нд							нд	нд	$\frac{7.6}{48}$	$\frac{4.9}{53}$	нд	$\frac{10.0}{47}$
Долина р. Сумбар	$\frac{12.8}{49}$	$\frac{16.4}{49}$	$\frac{3.6}{40}$	$\frac{4.4}{29}$	$\frac{2.1}{46}$	нд	$\frac{5.7}{52}$	$\frac{9.3}{51}$	$\frac{7.8}{43}$	нд	$\frac{2.1}{49}$	$\frac{2.9}{44}$						

Примечание. Критерий Стьюдента рассчитан по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 28—31.

Таблица 7

Количество статически достоверных различий по критерию Стьюдента при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor ushakovae*.

Над диагональю: длины 2 пар пятен краевого валика конскутума самцов (из числа 2 признаков в соответствии с табл. 5). Под диагональю: морфологические признаки самцов, самок, нимф и личинок (из числа 6 признаков для каждого пола и каждой неполовозрелой фазы в соответствии с табл. 5, 6) и их сумма

Table 7. Numbers of statistically confident differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor ushakovae* three geographical samples. Above diagonal: lengths of the two pairs of marginal flank patches of male (of 2 characters in Table 5). Below diagonal: morphological characters (of 6 characters for males, females, nymphs and larvae in Tables 5 and 6), and their sum

	Долина р. Чилик	Иссык-Кульская котловина	Долина р. Сумбар
Долина р. Чилик		1	1
Иссык-Кульская котловина	1, 4, 2, 4 = 10		1
Долина р. Сумбар	5, 4, 6, 5 = 20	5, 4, 3, 5 = 17	

приобретают новые органы (перитремы и IV пара ног, начиная с нимфы; поровые поля, генитальные склериты половозрелой фазы, конскутум самца) или резко меняют форму (перитремы, все органы гнатосомы, коксы, лапка I половозрелой фазы) и количество структур (неотрихия хетома, начиная с нимфальной фазы). 2) Территориальный разброс исследованных совокупностей как в наиболее обширных ареалах, так и в высокой степени дизъюнктивных реликтовых ареалах, что обуславливает большой диапазон условий обитания и связей с прокормителями как рецентных, так и исторических. В силу этих причин естественно ожидать неоднозначности диапазона фенотипических адаптаций в разных географических совокупностях одного и того же вида, а также на разных фазах онтогенеза в пределах одной географической точки (вследствие неоднозначных связей фаз с микроклиматическими условиями и прокормителями).

Применение к изученным совокупностям (из множества возможных) термина морфотип было обосновано нами ранее (Филиппова, 2000) на той основе, что они могут быть опознаны по морфологическим признакам, специфичным для каждой фазы и каждого пола, проявляющим статистически достоверные различия при сравнении любых сочетаний совокупностей, несмотря на отсутствие между ними hiatusов.

Участие авторов: рисунок видов *D. silvarum*, *D. nuttalli*, частично *D. ushakovae* и *D. niveus* изучен М. А. Плаксиной, все остальные материалы, включая обсуждение процессов микроэволюции, принадлежат Н. А. Филипповой.

ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА И ЕЕ СООТНОШЕНИЕ С МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ НА ВСЕХ АКТИВНЫХ ФАЗАХ ОНТОГЕНЕЗА

***Dermacentor marginatus*.** Ареал вида простирается через южную Европу, северную Африку, острова Средиземного моря, Переднюю и Среднюю Азию до Зайсанской котловины включительно (рис. 1). Биотопы: предгорные и горные степи разных типов до 3000 м над ур. м., лесостепи и освещенные широколиственные горные леса.

Что касается рисунка, то по обоим полам безошибочно выделяется лишь 1 географическая совокупность — с Западного Памира, которая характери-

Таблица 8

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor niveus*.

Самцы (над диагональю): длины — пятен краевого валика *пркв*, *зкв* и конскутума; соотношения — длины и ширины перитремы, ширины и длины основания гнатосомы с корнуа, длин основания гнатосомы и корнуа, длин II и III члеников пальп, длины и ширины коксы IV.

Самки (под диагональю): соотношения — длины и ширины перитремы, длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа, длин глаза и порового поля, длины и ширины лапки I, длины вершинного конуса и ширины лапки I; количество щетинок аллоскутума между срединной и цервикальными бороздами. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 8. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor niveus* three geographical samples.

Males (above diagonal): lengths — of the *пркв*, *зкв* patches of marginal flank, and of conscutum; ratios — of length to width of peritreme, of width to length of gnathosomal base (with cornua), of lengths of gnathosomal base (with cornua) to cornua, of lengths of II to III palpal segments, of length to width of coxa IV. Females (below diagonal): number of alloscutal setae situated between medial and cervical furrows; ratios — of length to width of peritreme, of lengths of gnathosomal base (with cornua) to cornua, of lengths of eye to porose area, of length to width of tarsus I. Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Пойма р. Или						Пойма р. Амударья								Пойма р. Сумбар								
							нд	нд	<u>2.3</u> 87	нд	нд	нд	<u>10</u> 47	нд	<u>6.1</u> 75	<u>6.2</u> 48	<u>5.4</u> 48	<u>2.7</u> 48	<u>2.6</u> 47	<u>6.8</u> 151	нд	<u>2.9</u> 152	
Пойма р. Или																							
Пойма р. Амударья	нд	<u>3.0</u> 48	нд	нд	нд	<u>3.6</u> 48									<u>4.5</u> 60	<u>4.9</u> 48	<u>7.0</u> 48	<u>3.9</u> 47	<u>3.1</u> 47	<u>6.8</u> 121	<u>5.0</u> 122	нд	
Пойма р. Сумбар	нд	<u>7.6</u> 48	<u>5.1</u> 46	нд	нд	<u>2.7</u> 48	<u>2.1</u> 48	<u>8.4</u> 48	<u>5.1</u> 48	нд	нд	<u>5.0</u> 48											

Примечание. Критерий Стьюдента для длин пятен *пркв*, *пкв* и конскутума рассчитан по соответствующим параметрам табл. 1, для остальных признаков — по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 26 и 27.

Таблица 9

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor niveus*.
 Нимфы (над диагональю): длины — скутума, перитремы, гнатосомы снизу; соотношения — длин перитремы и анального кольца, длины щетинок скутума з. *cp* и ширины базального членика основания хелицер, ширины гипостома и пальп.
 Личинки (под диагональю): длины щетинок *cp1*, *na2*, ширина гнатосомы; соотношения — длины *cp1* и ширины базального членика основания хелицер, длин *na2* и анального кольца, вооруженной части и шейки гипостома.
 Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 9. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor niveus* three geographical samples.
 Nymphs (above diagonal): lengths — of scutum, of peritreme, of gnathosoma from below; ratios — of lengths of peritreme to anal ring, of length of scutal setae з. *cp* to width of the basal segment of the cheliceral base, of widths of hypostome to palpaе.
 Larvae (below diagonal): lengths of setae *cp1* to *na2*, width of gnathosoma; ratios — of length of *cp1* to width of basal segment of cheliceral base, of lengths of *na1* to anal ring, of lengths of armed part of hypostome to its neck. Numerator: t, denominator: 2n – 2

	Пойма р. Или						Пойма р. Амударья						Пойма р. Сумбар					
Пойма р. Или							2.8 50	3.6 49	2.1 49	2.1 43	нд	6.4 45	5.4 50	нд	3.9 47	5.7 43	3.6 39	6.4 45
Пойма р. Амударья	нд	нд	нд	7.1 38	нд	нд							2.8 44	2.8 48	2.2 26	3.6 48	2.7 44	нд
Пойма р. Сумбар	нд	2.1 48	нд	3.6 37	5.7 48	2.9 45	2.1 45	2.1 45	2.1 52	3.5 47	7.1 45	2.4 43						

Примечание. Критерий Стьюдента рассчитан по параметрам в: Филиппова, 1997, табл. 32—35.

Таблица 10

Количество статистически достоверных различий по критерию Стьюдента при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor niveus*.

Над диагональю: длины 2 пар пятен краевого валика конскутума самцов (из числа 2 признаков в соответствии с табл. 8). Под диагональю: морфологические признаки самцов, самок, нимф и личинок (из числа 6 признаков для каждого пола и каждой неполовозрелой фазы в соответствии с табл. 8 и 9) и их сумма

Table 10. Numbers of statistically confident differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor niveus* three geographical samples. Above diagonal: lengths of the two pairs of marginal flank patches of male (of 2 characters in Table 8). Below diagonal: morphological characters (of 6 characters in Table 8 and 9) for males, females, nymphs and larvae, and their sum

	Долина р. Или	Долина р. Амударья	Долина р. Сумбар
Долина р. Или		нет	2
Долина р. Амударья	2, 2, 5, 1 = 10		2
Долина р. Сумбар	5, 3, 5, 6 = 19	5, 4, 5, 6 = 20	

Таблица 11

Дифференциальные соотношения некоторых размеров самца в трех географических совокупностях *Dermacentor silvarum*

Table 11. Differential ratios of some male sizes in three geographical samples of the *Dermacentor silvarum*

Признаки	Ю Забайкалье	О-в Рейнеке	О-в Русский
Длины и ширины конскутума	25	34	35
	1.37—1.54	1.26—1.57	1.36—1.57
	1.48	1.42	1.46
	0.041	0.066	0.052
	0.081	0.011	0.009
Длины и ширины основания гнатосомы с корнуа	52	34	35
	0.64—0.80	0.66—0.87	0.69—0.83
	0.72	0.76	0.75
	0.04	0.05	0.03
	0.005	0.010	0.006
Длины основания гнатосомы сверху с корнуа и длины корнуа	52	34	35
	4.00—6.61	3.63—6.00	3.90—5.80
	5.31	4.63	4.80
	0.64	0.61	0.40
	0.088	0.104	0.068
Длины и ширины коксы IV	52	34	35
	1.36—2.15	1.12—1.90	1.32—2.43
	1.68	1.58	1.76
	0.19	0.17	0.21
	0.026	0.029	0.036
Длины и ширины зубца коксы IV	25	34	35
	0.78—1.63	1.11—2.00	1.00—1.87
	1.30	1.43	1.34
	0.218	0.196	0.213
	0.043	0.034	0.036

Примечание. В вертикальных колонках порядок показателей такой же, как и в табл. 1.

Таблица 12

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) при попарном сравнении 3 географических совокупностей *Dermacentor sylvarum*. Самцы. Над диагональю: длины пятен краевого валика *пкв* и *зкв*. Под диагональю: длина конскутума; соотношения — длины и ширины конскутума, ширины и длины основания, длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа, длины и ширины коксы IV, длины и ширины зубца коксы IV. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 12. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison of the *Dermacentor sylvarum* three geographical samples. Males. Above diagonal: lengths of the *пкв* and *зкв* patches of marginal flank. Below diagonal: length of conscutum; ratios: of length to width of conscutum, of width to length of gnathosomal base (with cornua), of lengths of gnathosomal base (with cornua) and cornua, of length to width of coxa IV, of length to width of coxa IV tooth. Numerator: t, denominator: 2n — 2

	Ю Забайкалье						О-в Рейнеке						О-в Русс- кий	
Ю Забайкалье							<div><div>4.44.9</div><div>132169</div></div>						нд	нд
О-в Рейнеке	<div><div>5.3</div><div>84</div></div>	<div><div>4.6</div><div>84</div></div>	<div><div>4.9</div><div>84</div></div>	<div><div>2.4</div><div>84</div></div>	<div><div>3.3</div><div>57</div></div>	<div><div>2.3</div><div>57</div></div>							<div><div>4.6</div><div>101</div></div>	<div><div>3.8</div><div>136</div></div>
О-в Русский	<div><div>2.4</div><div>85</div></div>	<div><div>4.3</div><div>85</div></div>	<div><div>4.2</div><div>85</div></div>	нд	нд	нд	<div><div>6.8</div><div>67</div></div>	нд	нд	<div><div>3.9</div><div>67</div></div>	нд	нд		

Примечание. Критерий Стьюдента для длин пятен *пкв*, *пкв* рассчитан по соответствующим параметрам табл. 1, для остальных признаков — по параметрам в табл. 11.

Таблица 13

Достоверность различий по критерию Стьюдента (t) некоторых признаков самцов 5 видов группы *Dermacentor marginatus*. Над диагональю: длины пятен краевого валика *пкв*, *зкв*; под диагональю: длина скутума. Числитель — t, знаменатель — число степеней свободы

Table 13. Statistical confidence of differences by Student criterion (t) in paired comparison for some characters of males in five species of the *Dermacentor marginatus* complex.

Above diagonal: lengths of *пкв* and *зкв* patches of marginal flank. Below diagonal: length of conscutum. Numerator: t, denominator: 2n — 2

	<i>D. marginatus</i>	<i>D. ushakovae</i>		<i>D. niveus</i>		<i>D. silvarum</i>		<i>D. nuttalli</i>	
<i>D. marginatus</i>		<u>7.3</u> 668	<u>5.6</u> 715	<u>6.3</u> 677	<u>3.0</u> 717	нд	нд	<u>14.7</u> 710	<u>5.8</u> 759
<i>D. ushakovae</i>	<u>12.8</u> 362			нд	<u>3.1</u> 580	<u>9.3</u> 468	<u>6.2</u> 529	<u>7.6</u> 602	нд
<i>D. niveus</i>	<u>5.9</u> 362	<u>7.0</u> 290				<u>8.7</u> 477	<u>4.1</u> 531	<u>9.6</u> 611	<u>3.1</u> 624
<i>D. silvarum</i>	<u>2.8</u> 353	<u>10.1</u> 281		<u>3.2</u> 281				<u>15.8</u> 510	<u>6.4</u> 573
<i>D. nuttalli</i>	<u>12.3</u> 398	нд		<u>6.3</u> 326		<u>9.1</u> 317			

Примечание. Критерий Стьюдента рассчитан по параметрам табл. 1.

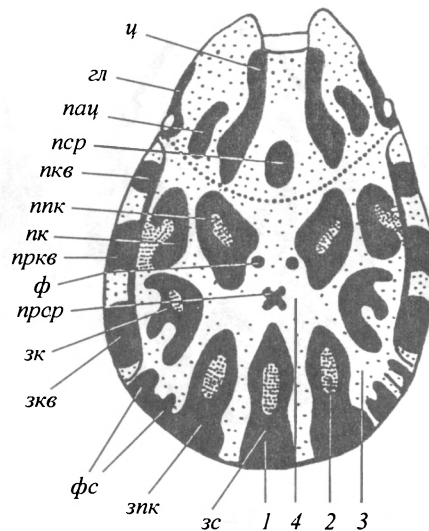


Рис. 3. Схема топографии и номенклатура пятен основного фона; условная градация окраски конскутума самца видов группы *Dermacentor marginatus* (по: Филиппова, 1997).

Пятна: гл — глазные, зк — заднее краевое, зкв — заднее краевого валика, зпк — заднее предкраевое, зс — заднее срединное (конскутума), пац — парацервикальное, нк — переднее краевое, нкв — переднее краевого валика, нпк — переднее предкраевое, пркв — промежуточное краевого валика, прср — промежуточное срединное, нср — переднее срединное, ф — фовеальное, фс — фестональное, ц — цервикальное. Градации окраски: 1 — темно-коричневая основного фона, 2 — прозрачная по отношению к основному фону, 3 — полупрозрачная, 4 — плотная ярко-белая.

Fig. 3. Topography and nomenclature of background patches; conventional grade of conscutum color in species complex *Dermacentor marginatus* (on: Filippova, 1997).

зуется общим для конскутума и скутума признаком: контрастным сочетанием темно-коричневых блестящих пятен основного фона и равномерно плотных ярко-белых полей. У обоих полов нечеткие или отсутствуют пятна основного фона нср, а у самца и нкв (рис. 4, б). Остальные совокупности характеризуются неравномерной плотностью светлого пигмента, что при вариации его локализации на твердых дорсальных покровах очень затрудняет или делает невозможным ранжирование по особенностям рисунка. Например, количество вариантов рисунка у самца и самки в совокупности со Ставропольского плато (рис. 4, 1–5) практически совпадает с количеством особей в выборках (Филиппова, 2004). Установлены следующие различия совокупностей по числу пар пятен основного фона на краевом валике конскутума. На Ставропольском плато пятна нкв выражены у 80 %, в Талышских горах — более чем у 60 %, в хр. Саур — у 50 %, в окрестностях оз. Севан — только у 7 % самцов, а в долине р. Черный Иртыш (как и на Западном Памире) пятна нкв отсутствуют.

Между географическими совокупностями, за исключением одного случая (см. конец абзаца), установлены статистически достоверные различия по критерию Стьюдента длин пятен темного фона в соответствующих парах пркв и зкв на краевом валике. Критерий Стьюдента (табл. 2) рассчитан на основании промеров, приведенных в: Филиппова, 2004, табл. 1. Данные этой таблицы свидетельствуют о недостоверных различиях длин пятен внутри каждой пары, несмотря на возможную асимметрию, по показателям их длины. Совокупности со Ставропольского плато и из хр. Саур достоверно отличаются друг от друга и от всех остальных длинами пятен во всех соот-

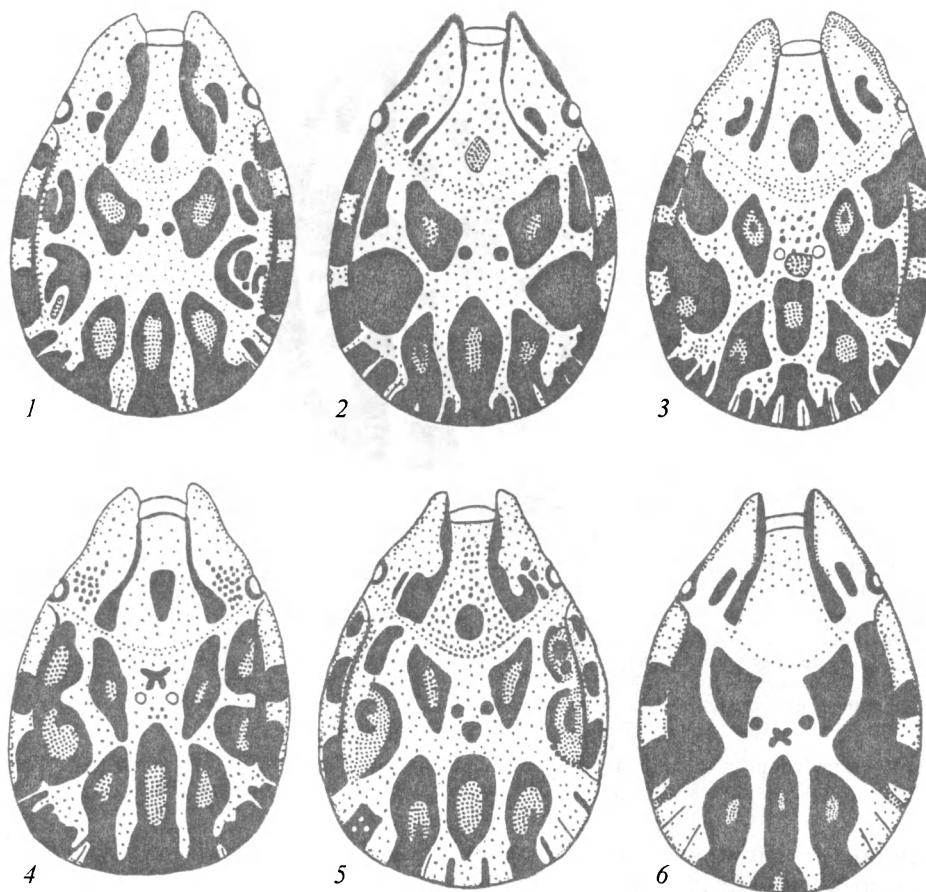


Рис. 4. Схемы некоторых вариантов индивидуальной и географической изменчивости рисунка конскутума самца *Dermacentor marginatus*.

1–5 — некоторые варианты индивидуальной изменчивости рисунка конскутума самца в совокупности со Ставропольского плато, 6 — один из вариантов рисунка конскутума в совокупности из хр. Петра Первого.

Fig. 4. Schemes of some variants of individual (1–5: geographical sample from the Stavropol plateau, see Fig. 1, 1) and geographical variability (compare 1–5 with 6: geographical sample from the Peter the First Ridge, see Fig. 1, 6) of the male conscutum pattern of *Dermacentor marginatus*.

ветствующих парах (длиной *пкв* от тех особей, у которых эта пара выражена). Совокупности из окрестностей оз. Севан и из долины р. Черный Иртыш достоверно отличаются каждая от 5 остальных длиной пятен *зкв*. Каждая из прочих совокупностей отличается по длине *пркв* от 2–4, а по длине *зкв* — от 3 или 4 совокупностей. И только между совокупностями из долины Черного Иртыша и Западного Памира не установлено достоверных различий по длине пятен краевого валика (Филиппова, 2004: табл. 2).

Форма пятен краевого валика во всех парах, как правило, четырехугольная, реже углы слегка сглажены или пятна приобретают расплывчатую форму (рис. 4, 1–5).

Для сравнения тенденций географической изменчивости рисунка и морфологических признаков были использованы с дополнениями полученные ранее (Филиппова, 1997, 2004) данные по географической изменчивости структурных и меристических признаков на всех фазах онтогенеза для 4

из 6 совокупностей (рис. 1), у которых изучен рисунок: Ставропольское плато (1), северо-восточный склон Талышских гор (3), долина р. Черный Иртыш (4), южный склон хр. Петра Первого (6). При попарном сравнении названных совокупностей по сумме показателей из 6 статистически достоверно различающихся морфологических признаков по каждому полу и каждой неполовозрелой фазе, т. е. по 24 признакам для каждой суммарной (включающей все активные фазы онтогенеза) совокупности, получены следующие результаты (табл. 2, 3).

Суммарная совокупность со Ставропольского плато, в которой рисунок конскутума наиболее вариабелен по количеству и топографии пятен основного фона и их сочетанию со светлыми полями при большой индивидуальной вариабельности последних по плотности, отличается значимее и равномернее от всех остальных суммарных совокупностей по длине пятен краевого валика в соответствующих парах и 17—20 морфологическим признакам из 24, сравниваемых на протяжении онтогенеза. Остальные 3 суммарные совокупности имеют меньшее число отличий и по длине пятен краевого валика и по морфологическим признакам. Так, талышская совокупность отличается от остальных 15—18 морфологическими признаками из 24 сравниваемых; совокупность из долины Черного Иртыша — 13—17 признаками; совокупность из хр. Петра Первого занимает последнее место по отличиям длин пятен краевого валика, а по числу морфологических отличий в пределах онтогенеза (13—20) близка к предыдущей (табл. 4).

Как видно, различия между географическими совокупностями достаточно четкие и по рисунку, и по морфологическим признакам на всех активных фазах онтогенеза. Вместе с этим приходится констатировать мозаичность и разнонаправленность тенденций изменчивости не только при сопоставлении цифровых данных по рисунку и морфологическим признакам, но и при сравнении направленности изменчивости морфологических признаков на разных фазах соответствующих сравниваемых совокупностей (Филиппова, 1997, табл. 20—25). Некоторая общая для неполовозрелых фаз тенденция географической изменчивости улавливается по абсолютным размерам гнатосомы — в совокупностях со Ставропольского плато и из Талышских гор она крупнее, а в совокупности из хр. Петра Первого меньше, и по соотношению длины срединных щетинок скутума и ширины базального членика основания хелицер (табл. 22—25 в: Филиппова, 1997).

Разнонаправленность тенденций внутривидовой изменчивости *D. marginatus* может быть объяснена с позиций отбора причинами, сформулированными на стр. 345 и 348, в разделе Материал и методика. Возможная зависимость характера изменчивости этого вида от геохронологических особенностей формирования ареала была рассмотрена ранее (Филиппова, 2004).¹

***Dermacentor ushakovae*.** Имеет дизъюнктивный ареал с различной площадью и степенью разобщенности пятен (рис. 2), приуроченных к интра-

¹ Мы не обсуждаем данные об изменчивости *D. marginatus*, равно и сведение *D. ushakovae* в синоним *D. niveus* у испанских авторов (A. Estrada Peña, R. Estrada Peña, 1992) по следующим причинам. Преобладающий использованный ими материал не имеет необходимых для изучения изменчивости паспортных данных (география, хозяин, дата сбора, от кого получен), к тому же представлен единичными экземплярами и иногда неправильно определен. Особенно это касается территории бывшего СССР. Например, рассматривается изменчивость *D. marginatus* на Дальнем Востоке (ДВ), тогда как этот вид лишь незначительно заходит за 90° в. д., а на ДВ распространен *D. silvarum*. Не располагая вообще никаким материалом по *D. ushakovae*, авторы сводят его в синоним и т. п.

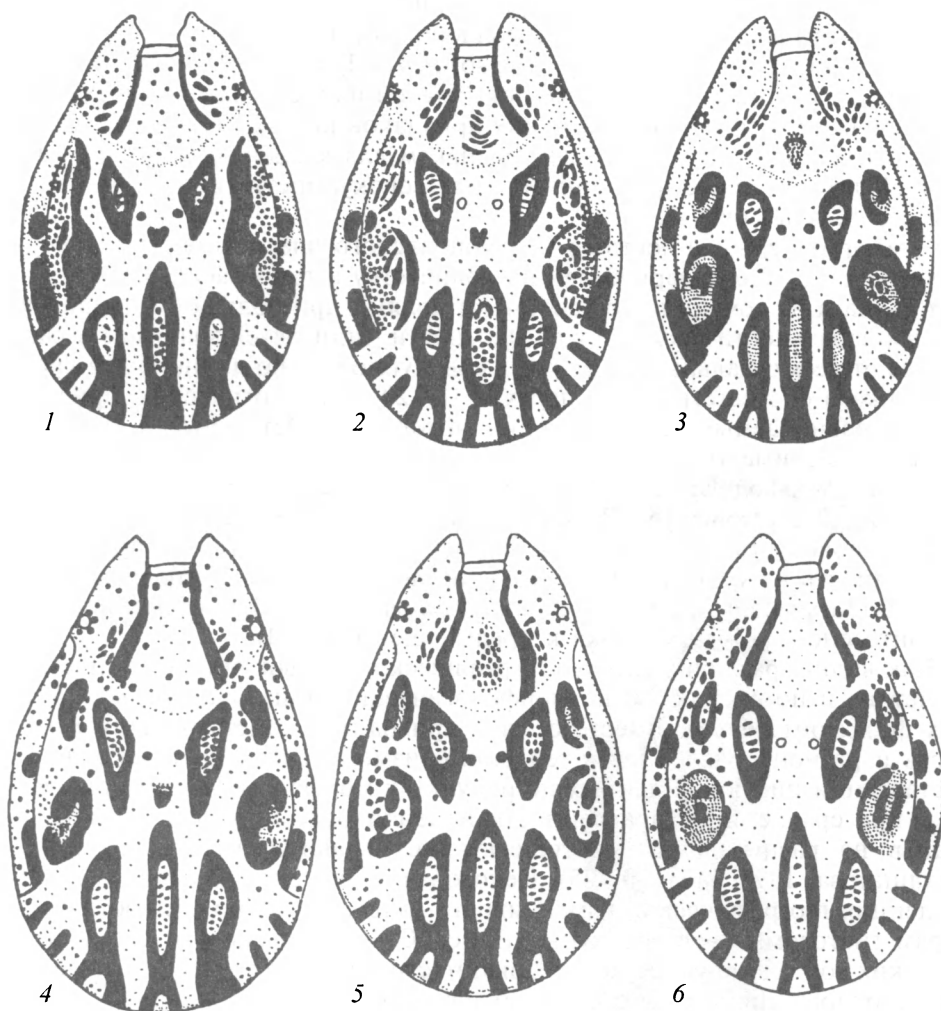


Рис. 5. Схемы некоторых вариантов индивидуальной изменчивости рисунка конскутума в географических совокупностях *Dermacentor ushakovae* (1—3) и *D. niveus* (4—6).

Fig. 5. Schemes of some variants of individual variability of the male conscutum pattern in geographical samples of *Dermacentor ushakovae* (1—3) and *D. niveus* (4—6).

зональным незатопляемым вертикальным ярусам в долинах горных средне- и центрально-азиатских рек и по побережьям горных озер, характеризующимся высоким стоянием грунтовых вод. Вертикальный диапазон 500—2000 м над ур. м. Биотопы — разнородные тугайные леса, кустарниковые и луговые степи на незатопляемых террасах рек и озер содержат плиоценовые флористические элементы (Филиппова, 1997).

По рисунку конскутума самца установлены следующие различия для 3 изученных географических совокупностей. В отличие от *D. marginatus* у самца данного вида пятна краевого валика *пкв* отсутствуют или (самое большее (долина р. Сумбар)) выражены лишь у 20 % самцов (табл. 1). Совокупность из Иссык-Кульской котловины статистически достоверно отличается от таковой из долины р. Сумбар длиной пятен краевого валика самца *пркв*.

Совокупность из долины р. Чилик отличается от двух других длиной пятен краевого валика *зкв* (табл. 1, 5).

В целом рисунок *D. ushakovae* характеризуется более плотным и ярким, чем у *D. marginatus*, светлым пигментом и более контрастным сочетанием его с темными полями основного фона; по этому признаку занимает промежуточное положение между *D. marginatus* и *D. niveus*. Форма пятен краевого валика самца, особенно *пркв*, полуовальная, дуговидная сторона направлена латерально (рис. 5, 1—3).

У данного и последующих видов по сравнению с *D. marginatus* меньше статистически достоверных различий между географическими совокупностями по длине пятен краевого валика самца. Поэтому для суждения об изменчивости рисунка у *D. ushakovae* и последующих видов были привлечены дополнительные признаки, которые отражают некоторые тенденции изменчивости в ареале, но не позволяют идентифицировать ни совокупности внутри вида, ни вид в целом: наличие на центральном поле конскутума пятен *пср* и *псрср*. В зависимости от географии пятно *пср* имеют 19—54 %, а *псрср* — 13—58 % самцов. В совокупностях из долины р. Чилик и из Иссык-Кульской котловины пятно *псрср* выражено соответственно у 41 и 58 % самцов, а в совокупности из долины р. Сумбар только у 13 % самцов (табл. 1).

Сопоставление тенденций географической изменчивости рисунка и структурных признаков в объеме всех фаз онтогенеза, изученных в 3 географических совокупностях, показывает следующее. При попарном сравнении совокупностей приходится иметь дело с 3 их сочетаниями, для оценки сходства или различия которых по каждому полу и каждой неполовозрелой фазе использовано 6 морфологических признаков, дающих статистически достоверные различия по критерию Стьюдента (табл. 5, 6).

Данные о количестве статистически достоверных различий как по рисунку конскутума самца, так и по морфологическим признакам на каждой фазе онтогенеза обобщены в табл. 7. Как видно из этой таблицы, из 2 задействованных признаков рисунка (размеры пятен *пркв* и *зкв*) каждая совокупность статистически достоверно отличается от 2 других лишь по 1 признаку. Отличия по морфологическим признакам из числа 6 задействованных для каждой фазы, т. е. из числа 24 для всех фаз, распределились следующим образом. Совокупность из долины р. Чилик отличается от таковой из Иссык-Кульской котловины 11 признаками; она же от совокупности из долины р. Сумбар — 20 признаками. Совокупность из Иссык-Кульской котловины отличается от таковой из долины р. Сумбар 17 признаками.

У *D. ushakovae* число отличий (из 2 возможных по длине пятен краевого валика) распределяется между совокупностями равномерно. Но число статистически достоверных морфологических отличий между северо-тяньшанскими (долина р. Чилик и Иссык-Кульская котловина) совокупностями, с одной стороны, и копетдагской (долина р. Сумбар) — с другой, заметно превосходит таковое между двумя совокупностями внутри северо-восточного Тянь-Шаня, хотя и они могут быть опознаны по сумме морфологических показателей.

Проследить общую тенденцию географической изменчивости для обеих неполовозрелых фаз удается только по размерам гнатосомы — в бассейне Сумбара она крупнее, чем у северных совокупностей (табл. 28 и 30 в: Филиппова, 1997). У полов согласована по географии изменчивость соотношения длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа (табл. 26 и 27 в: Филиппова, 1997).

Полученные данные о степени различий рассмотренных географических совокупностей по сумме признаков рисунка и морфологических соответствуют степени и геохронологическому возрасту их территориального разобширения: долина р. Чилик и северо-восточная часть Иссык-Кульской котловины расположены соответственно в северных и южных отрогах хр. Кунгей-Алатау. Формирование современного рельефа в Тянь-Шане, приведшее к разобширению ландшафтов, сохранивших плиоценовые реликты, датируется плейстоценом (Синицын, 1965; Грибанов и др., 1970). Хр. Кунгей-Алатау отстоит от Копетдага (долина р. Сумбар, относящаяся к бассейну р. Атрек, сток в Каспийское море) более чем на 2000 км горных и пустынных территорий, в том числе и с третичным возрастом.

Dermacentor niveus. Характеризуется дизъюнктивным ареалом, пятна которого (рис. 2) интразонально приурочены в основном к поймам речных долин аридных территорий от Кавказа и Передней Азии до пустынь Казахстана, Средней и Центральной Азии включительно. Вертикальный диапазон от уровня моря до 2000 м над ур. м. Биотопы характеризуются повышенным увлажнением: тугайные леса, кустарниковые заросли, луга по поймам больших и малых рек, расположенные на близлежащих к затопляемым и даже на затопляемых террасах (Филиппова, 1997).

Пятна краевого валика *лкв* выражены лишь у 13 и 12 % особей соответственно в поймах нижнего течения рек Или и Сумбар, но у 45 и 50 % соответственно в поймах низовий Амударьи и ее притока Пянджа (табл. 1).

По рисунку конскутума самца установлены следующие различия для 3 изученных географических совокупностей. Совокупности из пойм рек Или и Амударьи не имеют достоверных различий по размерам пятен краевого валика, но каждая из них статистически достоверно отличается от таковой из поймы р. Сумбар по 2 признакам, соответственно по длине пятен *пркв* и *зкв* (табл. 8).

D. niveus характеризуется контрастным сочетанием плотного ярко-белого пигмента и темных полей основного фона. Форма пятен краевого валика самца, особенно *пркв*, полуовальная, дуговидная сторона направлена латерально (рис. 5, 4–6).

На центральном поле конскутума пятна *пср* выражены в зависимости от географии у 4–44 %, а — *прср* в каждой совокупности примерно у 20 % самцов (табл. 1).

При попарном сравнении географических совокупностей по 6 морфологическим признакам выявлено, что на каждой фазе онтогенеза все совокупности статистически достоверно различаются минимум 2 признаками, за исключением одного случая: совокупность из поймы р. Или отличается от таковой из поймы Амударьи по личинке только одним признаком (табл. 8, 9).

Данные о количестве статистически достоверных различий как по рисунку самца, так и по морфологическим признакам на каждой фазе онтогенеза сведены в табл. 10, из которой видно, что различия между совокупностями по сумме признаков далеко не равномерные. Между северо-восточными совокупностями (поймы Или и Амударьи) они минимальные — по рисунку отсутствуют, число морфологических отличий для всех фаз составляет 10. Тогда как каждая из северо-восточных совокупностей отличается от таковой из поймы Сумбара 2 признаками рисунка и соответственно 19 и 20 морфологическими признаками по сумме фаз онтогенеза.

Как и у обоих предшествующих видов прослеживается слабая общая для неполовозрелых фаз тенденция географической изменчивости по размерам

гнатосомы: у совокупностей из бассейна Сумбара гнатосома личинки и нимфы крупнее, чем у более северных совокупностей (табл. 32 и 34 в: Филиппова, 1997).

На фоне общих черт реликтовости ареалов *D. ushakovae* и *D. niveus*, выраженных в высокой степени дизъюнктивности с приуроченностью небольших рецессивных пятен к системам рек и озер аридных территорий, а также высокой степени их территориальной трансгрессии, выявлена и общая у этих видов тенденция в микроэволюции изученных совокупностей. Северо-восточные совокупности, будь то 2 совокупности *D. ushakovae*, объединенные хр. Кунгей Алатау в северо-восточном Тянь-Шане, или более разобщенные 2 совокупности *D. niveus*, расположенные в низовьях рек Или и Амударья, по сумме признаков на активном отрезке онтогенеза значительно существенно отличаются от таковых соответствующих видов из бассейна Сумбара.

К сожалению, пробелы в материале по восточным видам *D. silvarum* и *D. nuttalli* ограничивают схему анализа их географической изменчивости по сравнению с предшествующими видами: в совокупностях, с достаточными для изучения рисунка самца выборками, отсутствуют самки и неполовозрелые фазы и наоборот.

***D. silvarum*.** Ареал охватывает несколькими крупными и мелким дизъюнктивными пятнами юг Западной Сибири, прилегающие к ней территории Казахстана — Зайсанскую котловину и хр. Саур, юг Восточной Сибири и Дальнего Востока, прилегающие к ним территории Монголии и Китая, а также Южный Сахалин и мелкие острова в Японском море, прилегающие к Южному Приморью (рис. 1). Вертикальный диапазон обитания до 700 м над ур. м. Населяет опушки осветленных лесов, кустарниковые заросли, луга, вырубки, освоенные земли. По таким биотопам проникает в глубь лесов различного типа (Филиппова, 1997).

По рисунку конскутума самца установлены следующие различия для 3 изученных географических совокупностей. В отличие от предшествующих видов пятна краевого валика *пкв* не выражены (табл. 1). Совокупность из южного Забайкалья статистически достоверно отличается от таковой с о-ва Рейнеке, а последняя от таковой с о-ва Русский длиной пятен в двух парах краевого валика: *пркв* и *зкв* (табл. 12).

В целом характер рисунка конскутума напоминает таковой *D. marginatus*, но у изученных совокупностей степень индивидуальной изменчивости значительно ниже. Форма пятен краевого валика, особенно *пркв*, у 70—83 % самцов полуовальная, но в отличие от предшествующих видов дуговидная сторона направлена медиально (рис. 6, 1—3).

Пятна на центральном поле конскутума *пср* выражены у всех, а *псрп* — у 57—76 % самцов (табл. 1).

Наличие в островных совокупностях *D. silvarum* представительных выборок лишь для самцов ограничивает их сравнение по признакам рисунка и морфологическим только в пределах этого пола (табл. 11, 12). Из 6 задействованных для сравнения морфологических признаков самцов совокупность из южного Забайкалья статистически достоверно отличается от таковой с о-ва Рейнеке 6 признаками, от таковой с о-ва Русский — 3, а островные совокупности отличаются друг от друга только 2 признаками. Другими словами, по соответствию количества отличий по рисунку и морфологическим признакам тенденции совпадают полностью в первой паре совокупностей и наиболее расходятся у островных совокупностей.

***D. nuttalli*.** 3 северных выступа ареала — Зайсанская котловина, долина Енисея от верховьев до широты Красноярска и Канска, Забайкалье — вос-

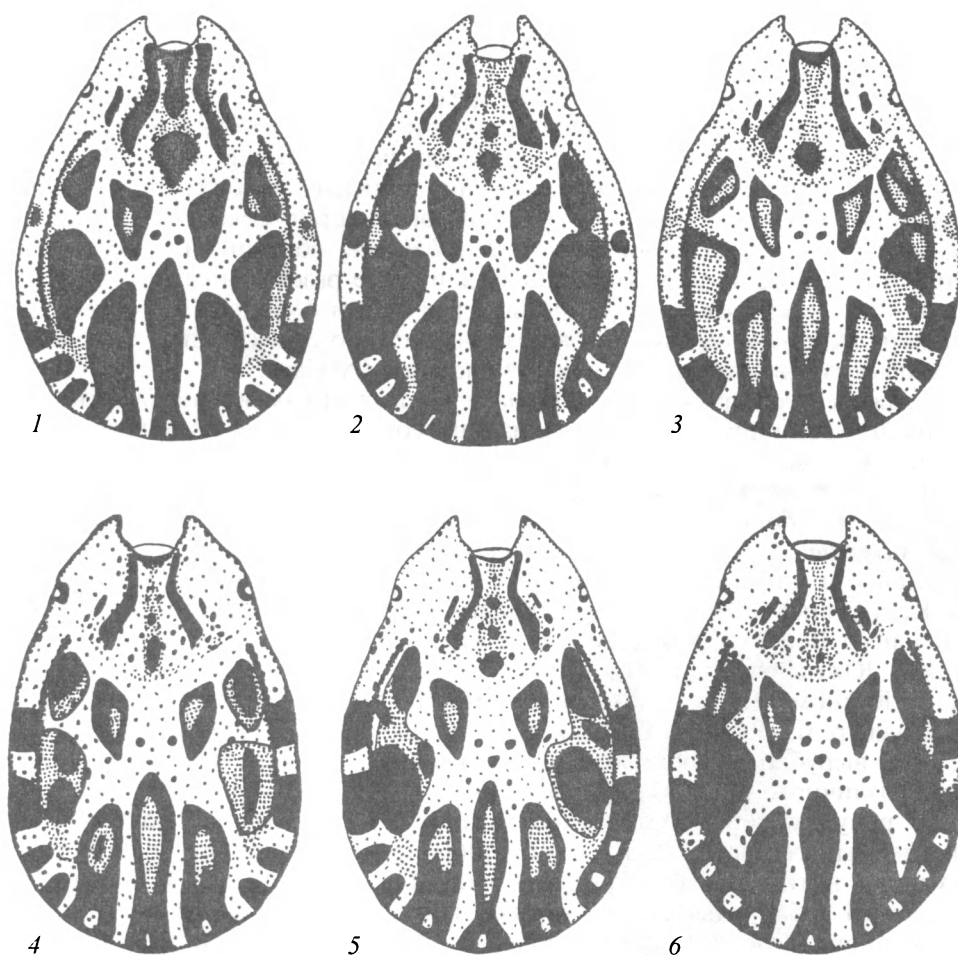


Рис. 6. Схемы некоторых вариантов индивидуальной изменчивости рисунка конскутума в географических совокупностях *Dermacentor silvarum* (1—3) и *D. nuttalli* (4—6).

Fig. 6. Schemes of some variants of individual variability of the male conscutum pattern in geographical samples of *Dermacentor silvarum* (1—3) and *D. nuttalli* (4—6).

соединяются обширной областью обитания на территории Монголии и Китая (рис. 1). Приурочен к предгорным и горным степям и пустыням центрально-азиатского типа (Филиппова, 1997).

В отличие от предыдущих видов у *D. nuttalli* по рисунку конскутума самца не удалось выявить достоверные различия между 3 изученными совокупностями. Как и у *D. silvarum*, пятна краевого валика *пкв* не выражены (табл. 1). Длины пятен соответственно *пркв* и *зкв* у изученных совокупностей достоверных различий не дают.

D. nuttalli по характеру рисунка конскутума сходен с *D. silvarum*, но пятна основного фона наиболее темные (черно-коричневые) по сравнению со всеми видами группы. Форма пятен краевого валика во всех парах четырехугольная (рис. 6, 4—6).

Пятна на центральном поле конскутума *прс* выражены у всех, а *прср* — у 48—67 % самцов (табл. 1).

Различия между совокупностями по морфологическим признакам были изучены ранее (Филиппова, 1997, табл. 36—41), и общих тенденций с изменчивостью рисунка не прослеживается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в статье фактические данные позволяют высказать суждения о фенотипических особенностях микроэволюции в группе *D. marginatus* на внутри- и межвидовом уровнях.

Впервые столь подробно изученная географическая изменчивость рисунка дорсальных покровов добавляет сведения об особенностях эволюции этих уровней. Выявились статистически достоверные различия всех изученных совокупностей внутри каждого из 4 видов (*D. marginatus*, *D. ushakovae*, *D. niveus*, *D. silvarum*) по размерам пятен основного фона на краевом валике конскутума (табл. 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10). Другие элементы рисунка менее показательны в этом плане (табл. 1).

Специфика морфогенеза (см. Материал и методика) исключает в значительной степени возможность проследить географическую изменчивость одних и тех же структурных признаков на протяжении всей активной части онтогенеза или, хотя бы, у смежных фаз. В тех же случаях, когда это возможно, тенденции изменчивости одних и тех же органов на разных фазах совпадают далеко не всегда. Другими словами, даже ограниченный территориальный охват видовых ареалов свидетельствует о высокой степени сложно организованного вертикального (по ходу онтогенеза) и горизонтального (географического плана) полиморфизма обсуждаемых видов. У соответствующих географических совокупностей также отсутствует согласованность в степени различий по рисунку и структурным признакам, и мы рассматриваем изученные совокупности в качестве морфотипов, опознаваемых по комплексу выявленных, чаще всего статистически, достоверно различающихся морфологических признаков.

Биологический смысл такого полиморфизма, охватывающего все активные фазы онтогенеза и характеризующегося разнонаправленностью параметров при географической изменчивости, состоит в том, что он отражает адаптивный потенциал каждого вида и способствовал процветающим ныне видам *D. marginatus*, *D. silvarum*, *D. nuttalli* на протяжении истории их существования выработать высокую степень пластичности по отношению к разнообразным условиям обитания и не только сохраниться в качестве видов, но и освоить огромные ареалы. Что касается видов, приспособленных к специфическим условиям существования — *D. ushakovae*, *D. niveus*, ареалы которых подверглись множественным дизъюнкциям вследствие редукции поздне третичных ландшафтов, то такой тип полиморфизма помог им пережить неоднократные неблагоприятные периоды и, за отсутствием в их специфических нишах близких видов-конкурентов за прокормителей, поддерживать высокую численность в большей части дизъюнктивных пятен их ареалов.

Следует отметить, что у ряда изученных нами близких видов других родов (не имеющих рисунка на дорсальных покровах), характеризующихся другими типами ареалов и иными биотопическими и хозяйными связями, установлены сходные тенденции географической изменчивости морфологических признаков на протяжении видовых ареалов (Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997, 1998а). Однако в пределах ареа-

лов некоторых полиморфных видов географическая изменчивость структурных признаков проявляется на протяжении смежных двух или всех фаз в совпадающих размерных тенденциях отдельных признаков, а также наличии хиатусов на отдельных фазах. Такие факты позволили нам подтвердить или описать подвиды, занимающие свои области распространения внутри видového ареала (Филиппова и др., 1993, 1995; Филиппова, Панова, 19986).

Полученные для видов группы *D. marginatus* данные о характере полиморфизма согласуются с концепцией эволюционного стазиса, опирающейся, во-первых, в основном на данные по позвоночным животным, и во-вторых, не только на морфологические показатели, но во многом и на особенности протекания жизненных циклов и экологические связи (Северцов, 2004).

Межвидовая морфологическая дивергенция в группе *D. marginatus* незначительна на всех фазах (Филиппова, 1997), и рисунок конскутума пополняет скудный арсенал дифференциальных признаков видов этой группы.

Синтез данных по внутривидовой изменчивости рисунка позволил обстоятельнее подойти к вопросу о межвидовой дифференциации этого сложного признака. Показатели длины темных пятен краевого валика в соответствующих парах дают статистически достоверные межвидовые различия. С другой стороны, на межвидовом уровне выступают такие глазомерные дифференциальные признаки, как плотность светлого пигмента и степень контрастности его сочетания с темной окраской пятен основного фона на центральном поле конскутума.

Наиболее наглядные дифференциальные признаки видов обсуждаемой группы на половозрелой фазе — пропорции идиосомы, строение перитремы, соотношение длин основания гнатосомы и корнуа — подвержены значительной индивидуальной и географической изменчивости (Филиппова, 1997). В этой связи выявленная видоспецифичность рисунка конскутума представляет ценность как дополнительный диагностический признак.

В Палеарктике виды обсуждаемой группы имеют восточное тяготение, за исключением собственно *D. marginatus*.

На видовом уровне сходство рисунка в парах видов *D. marginatus*—*D. silvarum* (рис. 4, 1—5, 6, 1—3) и *D. ushakovae*—*D. niveus* (рис. 5, 1—3, 4—6), соответствующее сходству половозрелой фазы по структурным признакам, длительное время мешало разграничению этих видов. Сопоставление территориальных взаимоотношений очень близких видов *D. marginatus* и *D. silvarum* свидетельствует об аллопатрическом их формировании в результате редукции тургайской флоры с последующим выходом *D. marginatus* в степные биотопы с элементами редуцированной широколиственной растительности и незначительной вторичной трансгрессией ареалов (рис. 1). Тогда как территориальные взаимоотношения *D. ushakovae* и *D. niveus* свидетельствуют в пользу симпатрического пути становления одного из них в недрах другого в результате освоения на общих территориях биотопов с разными показателями влажности: первым видом — незатопляемые, но с высоким стоянием грунтовых вод мезофильные биотопы по склонам среднеазиатских речных долин и обрамлений крупных озер, вторым — в высшей степени гигрофильные пойменные биотопы в пределах тех же долин.

Исследование поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 03-04-49664) и Министерства науки РФ по поддержке научных школ (№ 1664.2003).

Список литературы

- Балашов Ю. С., Дайтер А. Б. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука, 1973. 250 с.
- Грибанов Л. Н., Лагов И. А., Чабан П. С. Леса Казахстана // Леса СССР. М.: Наука, 1970. Т. 5. С. 5—77.
- Жмаева З. М., Пчелкина А. А. Клеши Ixodidae и вирусы комплекса клещевого энцефалита // Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих с возбудителями болезней человека. М.: Медицина, 1967. С. 32—58.
- Львов Д. К., Клименко С. М., Гайдамович С. Я. Арбовирусы и арбовирусные инфекции. М.: Медицина, 1989. 335 с.
- Олсуфьев Н. Г., Петров В. Г. Кровососущие членистоногие и *Franciella tularensis* // Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих и возбудителей болезней человека. М.: Медицина, 1967. С. 200—218.
- Ременцова М. М., Хрушева Н. Ф. Клеши Ixodoidea и бруцеллы (*Brucella*) // Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих и возбудителей болезней человека. М.: Медицина, 1967. С. 219—232.
- Северцов А. С. О причинах эволюционного стазиса // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 8. С. 927—935.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. Ч. 1. 166 с.
- Филиппова Н. А. Иксовые клещи подсем. Ixodinae // Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Наука, 1977. Т. 4, вып. 4. 396 с.
- Филиппова Н. А. Иксовые клещи подсем. Amblyomminae // Фауна России. Паукообразные. Л.: Наука, 1997. Т. 4, вып. 5. 436 с.
- Филиппова Н. А. Внутривидовая таксономическая структура и идентификация близкородственных видов иксовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 81—91.
- Филиппова Н. А. Изменчивость рисунка твердых дорсальных покровов идиосомы и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 369—387.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 33. С. 205—215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 377—390.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида *Ixodes ricinus* (Ixodidae). Паразитология. 1998а. Т. 32, вып. 2. С. 105—117.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) // Паразитология. 1998б. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида *Haemaphysalis erinacei* (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193—215.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфологии // Паразитология. 1995. Т. 31, вып. 2. С. 65—82.
- Estrada Peña A., Estrada Peña R. Notes on *Dermacentor* (Acari: Ixodidae) ticks (4): morphological covariation of *D. marginatus* (Sulzer) // Acarologia. 1992. Т. 33, N 3. P. 245—259.
- Hutchenson H. J., Oliver J. H. Multivariate morphometrics of larvae of the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) with notes on nomenclature // Journ. Parasitol. 1996. Vol. 82, N 6. P. 916—925.
- Hutchenson H. J., Oliver J. H., Houck M. A., Strauss R. E. Multivariate morphometric discrimination of nymphal and adult forms of the blacklegged tick (Acari: Ixodidae), principal vector of the agent of Lyme disease in eastern North America // Journ. Med. Entomol. 1995. Vol. 32, N 2. P. 827—842.

Oliver J. H., Owsley M. R., Hutchenson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLatin D. K. Conspecificity of the ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae) // Journ. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 54–63.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Поступила 5 V 2005

SOME ASPECTS OF INTRASPECIFIC VARIABILITY
OF THE CLOSELY RELATED SPECIES
OF THE *DERMACENTOR MARGINATUS* COMPLEX
(ACARI: IXODIDAE) AS DEMONSTRATION
OF MICROEVOLUTIONARY PROCESS

N. A. Filippova, M. A. Plaksina

Key words: Ixodidae, *Dermacentor marginatus*, *D. ushakovae*, *D. niveus*, *D. silvarum*, *D. nuttalli*, intraspecific variability, microevolution.

SUMMARY

Individual and geographical variability of male conscutum pattern in five closely related species of the *Dermacentor marginatus* complex (*D. marginatus*, *D. ushakovae*, *D. niveus*, *D. silvarum*, *D. nuttalli*) has been examined. The pattern has been examined in three to six geographical samples within each specific distribution range. It was established that the pattern of the conscutum central area is subjected to individual and geographical variability on an extreme degree and gives very few intraspecific differential characters, but it shows interspecific differences in some cases. However the dark patches of marginal flank (*npkv* and *звк* respectively, see Fig. 3) show statistically significant differences in length in all geographical samples of the first four species.

Characteristic features of ixodid ticks morphogenesis rule out to a considerable extent the possibility to trace geographical variability of the same characters by all stages of ontogenesis. In these cases, when it is possible, the tendencies to variability on different stages do not always coincide. There is no coordination within the species in the degree of differences of examined geographical samples by pattern and morphological characters, i. e. very complex polymorphis is observed. In the context of the evolution that kind of polymorphism of the geographical samples has provided the species with high adaptive potential for conquest of the extensive range and maintaining large numbers. The question of allopatric speciation of the closely related *D. marginatus*—*D. silvarum* with small secondary area of transgression their ranges, and sympatric speciation of the *D. ushakovae*—*D. niveus* is postulated.